УДК 575.1.:595.771

В. Б. Шуваликов

# УСТОЙЧИВОСТЬ ИНВЕРСИОННОГО ПОЛИМОРФИЗМА В ПОПУЛЯЦИЯХ ANOPHELES MESSEAE В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЕГО АРЕАЛА

Актуальность исследований генетических характеристик природных популяций животных обосновывается необходимостью изучения механизмов преобразования биосферы под действием антропогенных факторов; результаты таких исследований уже опубликованы (Алтухов, 1983).

На первом этапе наибольшее внимание привлекали факты адаптивных изменений характеристик популяций в ответ на изменения экологических условий (Dobzhansky, 1943; Дубинин, Тиняков, 1947). Однако впоследствии усилиями ряда авторов (Алтухов, Рычков, 1970) на первый план был выдвинут противоположный аспект взаимодействия популяции и внешней среды — замечательное постоянство некоторых популяционных параметров, способность популяции сохранять свои особенности в динамичных условиях.

Выявить генетические параметры популяции, которые всегда сходно реагировали бы на действие определенных факторов, удается не во всех случаях. Иногда различные популяции одного вида проявляют весьма несходные типы адаптивных преобразований структуры в ответ на действие одних и тех же факторов. Например, прекрасно изученная динамика черных и красных морф *Adalia bipunctata,* характерная для популяции Берлина, по-видимому, есть явление локальное, во всяком случае, в популяции Ленинграда оно не было обнаружено (Захаров, Сергиевский, 1980). Отсюда следует, что стабильность или лабильность популяционных параметров могут быть правильно оценены при изучении конкретных популяций, а экстраполяции могут ввести в заблуждение.

Ставя целью изучение пространственной организации инверсионного полиморфизма *Anopheles messeae* в юго-западной части ареала, необходимо было оценить устойчивость различных параметров популяций изучаемого региона. Если ранее речь шла о наличии в юго-западной части ареала вида ряда группировок, специфичных по составу инверсионного фонда (Шуваликов, 1982), то теперь пришло время проверить устойчивость основных характеристик, использованных ранее при выделении границ указанных группировок.

Материалом для работы служили выборки личинок *Anopheles messeae* 4-го возраста. Сборы проводились в ряде пунктов РСФСР, УССР, БССР, причем в 7 пунктах — неоднократно. Выборки из популяций Полтавы, Мозыря, Калуги, Коломны, Солотчи (Рязанская обл. РСФСР), Георгиу-Деж взяты в 1978—1981 г. дважды, с промежутком 2—3 года, в пос. Маяки Одесской обл. УССР выборки были взяты трижды. Размер выборок составлял 50—350 особей. Для решения некоторых вопросов, возникающих при анализе материала, мы сочли необходимым привлечь и характеристики однократных выборок, взятых в том же регионе в тот же период. Была использована традиционная методика изготовления препаратов хромосом слюнных желез (Кабанова и др., 1972).

В отличие от наших предыдущих публикаций для обозначения хромосомных вариантов принят модернизированный способ (Стегний, 1983). Частоты инверсионных генотипов в процентах представлены в табл. 1. С помощью критерия «хи-квадрат» сравнивались характеристики двух последовательных выборок, взятых из одного пункта (по каждой инверсии отдельно). Опуская промежуточные значения, мы приводим только значения P. Три значения P, приведенные при сравнении трех выборок из Маяков, сверху вниз отражают результаты сопоставлений выборок 1 и 2; 1 и 3; 2 и 3 (табл. 1).

Устойчивость популяционных параметров во многом определяется механизмом поддержания полиморфизма по этим параметрам. По этой причине мы сочли необходимым оценить степень соответствия распределения генотипов в популяциях закону Харди — Вайнберга. Не все выборки, характеристики которых приведены в табл. 1, достаточно представительны для такого анализа, объединение выборок, взятых в разное время, мы не считаем допустимым (во избежание чисто статистических эффектов). Редкость инверсионных гомозигот 3-й хромосомы затруднила получение доказательств неравновесности в выборках по этим параметрам. Все указанные причины заставили нас ограничиться анализом распределения вариантов X-хромосомы. Достоверность нарушения закона Харди — Вайнберга оценивалась с помощью критерия «хи-квадрат», как

**Таблица 1. Частоты инверсионны**

| Выборка | Дата | Количество | | XL | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | особей | самок | 00 | 01 | 11 | P |
| Маяки (1) | 15.10.78 | 59 | 38 | 37 | 55 | 8 | <0,02 |
| Маяки (2) | 13.06.80 | 188 | 114 | 30 | 46 | 25 | <0,01 |
| Маяки (3) | 14.09.80 | 223 | 144 | 26 | 40 | 34 | >01 |
| Мозырь | 24.07.78 | 70 | 53 | 17 | 26 | 57 | >0,1 |
| Мозырь | 2.08.80 | 161 | 94 | 27 | 35 | 37 | |
| Полтава | 14.08.78 | 72 | 57 | 29 | 30 | 41 | <0,1 |
| Полтава | 20.09.81 | 100 | 70 | 17 | 53 | 30 | |
| Калуга | 8.07.78 | 64 | 41 | — | 5 | 95 | >0,1 |
| Калуга | 2.08.81 | 71 | 56 | — | 10 | 90 | |
| Солотча | 11.07.78 | 80 | 53 | 2 | 11 | 87 | >0,1 |
| Солотча | 8.08.81 | 119 | 86 | 5 | 10 | 85 | |
| Коломна | 10.07.78 | 52 | 38 | 18 | 16 | 66 | >0,1 |
| Коломна | 6.08.81 | 102 | 72 | 10 | 17 | 74 | |
| Георгиу-Деж | 30.08.79 | 141 | 110 | 18 | 34 | 48 | >0,1 |
| Георгиу-Деж | 10.09.80 | 333 | 213 | 13 | 42 | 45 | |

**Таблица 2. Сравнение распределения генотипов хромосомы X (1) в ряде популяций малярийного комара Anopheles messeae с ожидаемым по соотношению Харди — Вайнберга (в скобках)**

| Выборка | Дата | Варианты генотипов | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | 00 | 01 | 11 | P |
| Маяки | 13.06.80 | 34(31,7) | 53(57,2) | 28(25,8) | >0,1 |
| Маяки | 14.09.80 | 37(30,2) | 58(71,4) | 49(42,2) | >0,1 |
| Мозырь | 2.08.80 | 26(19,2) | 33(46,6) | 35(28,2) | >0,1 |
| Наровля | 29.07.80 | 19(8,2) | 15(36,4) | 51(40,2) | 0,01> |
| Коломна | 10.07.78 | 7(2,6) | 6(14,7) | 25(20,5) | >0,1 |
| Коломна | 6.08.81 | 7(2,3) | 12(21,2) | 53(48,3) | >0,1 |
| Полтава | 14.08.78 | 16(10,5) | 17(27,9) | 24(18,5) | >0,1 |
| Полтава | 20.09.81 | 12(13,2) | 37(34,3) | 21(22,4) | >0,1 |
| Красноград | 11.08.80 | 64(54) | 40(60) | 27(17) | 0,05> |
| Тамбов | 4.09.79 | 13(7,8) | 18(28,4) | 31(25,8) | >0,1 |
| Ртищев | 6.09.79 | 9(3) | 6(17,7) | 31(25,3) | 0,05> |
| Брянск | 26.06.80 | 11(4,7) | 5(17,9) | 24(17,5) | 0,02> |
| Георгиу-Деж | 30.08.79 | 52(46) | 37(49) | 19(13) | >0,1 |
| Георгиу-Деж | 10.09.80 | 31(25) | 70(82) | 73(67) | 0,05> |

Примечание: приведены абсолютные значения, расчет проведен по самкам.

и в первом случае, приводятся только окончательные значения P (табл. 2).

Экологическая ситуация, в которой проводился сбор материала, в ряде случаев была своеобразной и, несомненно, должна была отразиться на полученных результатах.

Весьма желательное условие — брать повторную выборку в том же биотопе, что и первую — в ряде случаев нам не удалось соблюсти: сказались погодные особенности и значительное антропогенное воздействие. Например, в Калуге в 1980 г. возникло обширное водохранилище, и многочисленные пойменные водоемы, ранее служившие местами выплода малярийных комаров, были затоплены. Дождливое лето 1978 г. представляло яркий контраст летней засухе 1981 г. (приокские районы — Калуга, Коломна, Солотча). Особенности сезона сказались и на резком изменении характера мест выплода, и на условиях жизни окрыленных стадий.

Глубокие экологические различия сезонов должны были отразиться и на генетической структуре популяций, обитавших в изучаемом регионе.

**енотипов в популяциях Anopheles messeae**

| Варианты генотипов | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 2R | | | | 3R | | | | 3L | | | |
| 00 | 01 | 11 | P | 00 | 01 | 11 | P | 00 | 01 | 11 | P |
| 100 | — | — | | 98 | 2 | 0 | >0,1 | 97 | 3 | — | >0,1 |
| 100 | — | — | | 93 | 6 | 1 | >0,1 | 95 | 5 | — | >0,1 |
| 100 | — | — | | 93 | 6 | 1 | >0,1 | 97 | 3 | — | >0,1 |
| 100 | — | — | | 76 | 20 | 4 | >0,1 | 96 | 4 | — | >0,1 |
| 100 | — | — | | 80 | 19 | 1 | | 100 | — | — | |
| 100 | — | — | | 82 | 14 | 4 | >0,1 | 100 | — | — | >0,1 |
| 100 | — | — | | 88 | 12 | — | | 99 | — | — | |
| 81 | 14 | 5 | <0,1 | 75 | 20 | 5 | <0,01 | 86 | 14 | — | >0,1 |
| 73 | 27 | — | | 49 | 47 | 4 | | 87 | 13 | — | |
| 96 | 4 | — | <0,001 | 39 | 50 | 11 | >0,1 | 75 | 25 | — | >0,1 |
| 77 | 23 | — | | 44 | 42 | 14 | | 63 | 36 | 1 | |
| 86 | 14 | — | >0,1 | 52 | 40 | 8 | >0,1 | 87 | 13 | — | >0,1 |
| 81 | 19 | — | | 63 | 25 | 13 | | 84 | 16 | — | |
| 100 | — | — | | 77 | 23 | — | >0,1 | 84 | 16 | — | >0,1 |
| 100 | — | — | | 71 | 27 | — | | 90 | 10 | — | |

Материалы табл. 1 дают возможность проверить это предположение. Выявлены достоверные различия в содержании инверсионных вариантов XL, 2R, 3R, при сравнении последовательных выборок из одного пункта: по XL — в Полтаве и Маяках, по 2R — в Калуге и Солотче, по 3R — в Калуге.

Интересно, что динамика содержания генотипов имела место при значительном постоянстве другого параметра — содержания хромосомного порядка (напомним, что показатель доли порядка хромосом можно получить, складывая показатель доли гомозигот по данному порядку и половину показателя доли гетерозигот). Например, последовательные выборки из Полтавы имели 44 и 43,5 % $XL_0$, Георгиу-Деж — 35 и 36 % $XL_0$, Калуги — 13,5 и 12 % $2R_1$, Коломны — 28 и 25,5 % $3R_1$. Соотношение хромосомных порядков заметно изменилось в популяции «Маяки» (35 и 54 % $XL_1$). Отметим, что для лежащих в 200 км восточнее популяций Нижнего Приднепровья характерна значительная стабильность генетической структуры (Шуваликов, 1983). Относительную динамичность содержания вариантов X в популяции «Маяки» можно объяснить обедненностью полиморфных систем 3-й хромосомы. Практически все бремя адаптивных преобразований генетической структуры популяции «Маяки» легло на систему X хромосомы. Концентрация инверсий 3-й хромосомы стабильно низка в этой популяции, и возможность участия инверсий $3R_1$ и $3L_1$ в процессе адаптации весьма сомнительна. Гомеостатические свойства популяции «Маяки», возможно, развиты слабее, чем в более полиморфных популяциях.

Среди полученных данных следует отметить факт однонаправленного изменения содержания инверсии $2R_1$ в популяциях трех пунктов — Калуги, Солотчи, Коломны (недостоверное). Мы вправе предположить, что на этот показатель повлияла засуха, имевшая место в регионе в 1981 г. Показано, что распространение вариантов 2R по ареалу в значительной степени объясняется климатическими факторами (Стегний и др., 1976).

Содержание вариантов $3L_1$ во всех сопоставляемых выборках оставалось неизменным. Ранее было показано, что в популяциях Нижнего Приднепровья этот показатель является наиболее стабильным (Шуваликов, 1983).

Чтобы оценить стабильность картины полиморфизма в изучаемых популяциях, необходимо также рассмотреть вопрос о механизме поддержания полиморфизма. Из результатов, приведенных в табл. 2, очевидно, что в популяциях региона нередко наблюдается нарушение закона Хар-

ди — Вайнберга в распределении вариантов X хромосомы. Ни в одном случае не выявлено избытка гетерозигот $XL_{01}$ по сравнению с теоретически ожидаемым количеством, но в ряде выборок имеется их статистически достоверный дефицит. Это доказывает, что широко распространенный в природе механизм поддержания полиморфизма, основанный на преимуществе гетерозигот, в данном случае бездействует. Отсутствие сверхдоминирования отмечалось и в других популяциях *Anopheles messeae* (Стегний, 1983).

При сопоставлении характеристик популяций мы крайне скупо использовали математический аппарат. Это связано с тем, что существующие методы сравнения основаны на представлении о равноценности генетических параметров популяции. На нашем материале можно убедиться, что различные параметры могут в очень разной степени отражать специфические свойства популяции, и настоящая «цена» каждого из них может быть установлена лишь после многолетних исследований. Без этого применение математического аппарата неизбежно носило бы формальный характер.

Следует отметить, что особенности организации генофонда разных популяций неизбежно должны отразиться и на оценке указанных параметров. Так, например, из материалов данной работы и из результатов изучения популяций Нижнего Приднепровья (Шуваликов, 1983) можно сделать вывод, что содержание вариантов инверсии $3L_1$ является устойчивой характеристикой популяций региона. В то же время показано, что в популяциях Томской обл. содержание инверсии $3L_1$ значительно изменяется в разные годы и сезоны (Кабанова и др., 1973). Обратим внимание на наличие значительных количеств инверсионных гомозигот в популяциях Томской обл. Именно это обстоятельство сообщает системе хромосомы 3L большую гибкость в адаптивных процессах и служит важным отличием от механизма полиморфизма по $3L_1$ в популяциях юго-западной части СССР.

Из сказанного вытекает, что этап оценки степени дифференциации генофонда *Anopheles messeae* в разных регионах еще не наступил, но накопленный материал позволяет уже сейчас сделать ряд интересных заключений.

Во-первых, удалось показать, что характерные черты выявленных ранее (Шуваликов, 1982) генетических группировок сохраняются во времени: динамика генофонда популяций не может замаскировать различия, положенные в основу выделения дискретных группировок.

Во-вторых, показано, что мозаический характер дифференцированности генофонда нередко осложняет проявление крупных тенденций в размещении хромосомных вариантов. Например, порядок $XL_0$ приурочен к западу ареала, зона гетерозиготности по X простирается за пределы СССР (Стегний и др., 1976). Поэтому в ряду приокских выборок по логике следовало бы ожидать постепенного уменьшения содержания варианта $XL_0$ с запада (Калуга) на восток (Солотча). Как можно видеть из результатов, приведенных в табл. 1, реальное распределение варианта $XL_0$ практически прямо противоположно ожидаемому. Подчеркнем, что указанная тенденция сохранялась, несмотря на некоторую динамику содержания вариантов X. Можно полагать, что каждая из трех выборок, взятых у Оки (Коломна, Солотча, Калуга), характеризует своеобразную группировку низшего ранга по сравнению с группой лесостепных популяций Окско-Донской равнины, имеющих много общих черт.

Возникает вопрос: какой же из открывшихся нам уровней иерархии генетической организации *Anopheles messeae* считать наиболее важным для исследований?

В настоящее время в литературе имеется много доказательств существования у насекомых микрогруппировок, генетическое своеобразие которых отражается на различных уровнях организации. Появление таких группировок может быть связано с избирательностью особей с раз-

личными генотипами определенных микроклиматических и прочих условий (Richmond, 1978). Интересно, что виды с «ригидным» типом инверсионного полиморфизма могут и не проявлять дифференцированности особей с разными кариотипами в плане выбора местообитания (Atkinson, Miller, 1980). Более того, иногда в качестве главной причины существования генетически специфичной группировки указывают действие факторов неселективного характера (Varvio-Aho, Pamilo, 1981).

Сопоставление фактов порождает много противоречий, причины которых коренятся в принципиальных различиях организации видов, анализ которых проводится с помощью исследования маркеров одной природы.

Параллельный анализ природных группировок с помощью маркеров разного уровня иногда еще больше осложняет дело: например, распределение различных хромосомных структур не совпадало с картиной распределения аллозимов в гибридной зоне у *Caledia captiva* (Shaw, Wilkinson, Moran, 1979). Приведенные факты показывают сложность иерархии природных группировок насекомых, причем наиболее мелкие группировки по своим масштабам не могут быть приняты во внимание в ходе практической деятельности. Надо отметить, что теоретическое значение изучения таких группировок не всегда равноценно: в формировании специфической генетической структуры мелких группировок главная роль может принадлежать принципу основателя, а поиски глубокого адаптивного смысла в наличии какой-либо генетической особенности могут оказаться безуспешными.

Применительно к дифференциации генофонда малярийного комара данный вопрос только начинает разрабатываться. В ходе борьбы с переносчиками малярии было выработано практически удобное представление о популяции комаров, как о «совокупности особей, связанных в своей жизнедеятельности с отдельным населенным пунктом» (Беклемишев, 1957, с. 462). В густонаселенных районах использовать такое определение в настоящее время уже неудобно, но в целом оно оправдано. Проведенное нами исследование динамики содержания хромосомных вариантов в популяциях Нижнего Приднепровья (Шуваликов, 1983) показало, что в двух населенных пунктах, расстояние между которыми 35 км, обитают группировки *Anopheles messeae,* содержание варианта $3L_1$ в которых достоверно различается, невзирая на сезонную динамику. В данном случае мы имеем удовлетворительное совпадение понятия «популяция» с теми группировками, которые позволил выделить анализ инверсионного полиморфизма. Данный пример совсем не означает, что группировки, выделяемые в природе на экологической основе, непременно будут дифференцированны и в генетическом плане. Например, родственный изучаемому *Anopheles maculipennis* не имеет инверсионного полиморфизма. При экологическом подходе, мы, очевидно, сочтем, что критерии выделения популяций и их масштабы будут сходными у видов-двойников, но если учесть, что насыщенность генофонда инверсиями способствует дифференциации его в пространстве (Wallace, 1959). Отсюда вытекает, что даже если анализировать проявления генетической изменчивости, общие для обоих видов (например, состав изоферментов), то характер дифференцированности будет специфичен для каждого из видов, и группировки особей, равноценные функционально, у каждого вида будут дифференцированы в разной степени. Сложности проблемы усугубляются и несовершенством методов анализа. Так, например, анализ изоферментов позволил выявить микродифференциацию у водомерок (Varvio-Aho, Pamilo, 1981). Однако сравнение двух хромосомных рас *Anopheles nuneztovari* не отразило в должной мере отличия, очевидные на цитологическом уровне: анализ изоферментов 23 локусов не выявил различий между расами (Steiner, 1980).

Если ограничиться анализом видов, имеющих хромосомный полиморфизм, то и тогда будет затруднительно выработать универсальные

критерии выделения генетически равноценных группировок. Например, инверсионный полиморфизм у мошек может выражаться в одновременном присутствии в популяции значительного (до 30) количества типов хромосомных перестроек. В таком случае, очевидно, что установление взаимосвязей между элементами кариофонда весьма затруднительно. Интересно, что адаптации популяций мошек к изменениям экологических условий могут быть сопряжены с изменением картины полиморфизма по микрохромосомам (Чубарева, Петрова, 1968). Естественно, что сравнение двух полиморфных по инверсиям видов — представителя Simuliidae и *Anopheles messeae* — не позволит выработать общие критерии дифференцированности генофонда. По этой причине следует критически воспринимать попытки установления универсальных количественных критериев для оценки разных уровней организации (Zouros, 1973).

Трудности «приведения к общему знаменателю» проявлений генетической изменчивости разных видов и установления соответствия между экологическими и генетическими категориями вполне очевидны, но тем не менее необходимо либо нагрузить, по мере возможности, понятие «популяция» информацией о качестве определяемой им группировки, либо создавать более дифференцированную классификацию природных группировок организмов. Вопрос о создании такой классификации поднимался и в зарубежной (Jonckers, 1973), и в отечественной литературе (Красилов, 1976). Указанные авторы предлагают переход на демовую номенклатуру, достоинство которой состоит в возможности отразить в структуре термина сам принцип выделения той или иной группировки. Что касается термина «популяция», то Красилов, например, предлагает обозначать с его помощью априорно выделяемые в природе группировки, характер генетической обособленности нам пока не известен.

Сложности принятия такой номенклатуры, помимо всего прочего, состоят и в том, что традиционная номенклатура нередко смешивается с демовой, что порождает явные противоречия. Так, например в иерархии хромосомной изменчивости *Drosophila subobscura* группы популяций объединены в демы (Ferrari, Taylor, 1981), а в иерархии группировок ящериц популяция состоит из нескольких демов (Яблоков, 1982).

Попытки выявить иерархию генетических группировок у объекта настоящего исследования — *Anopheles messeae* — уже были предприняты (Стегний и др., 1978). В ареале вида было выделено несколько «зон», населяющие их популяции характеризовались значительным сходством картины инверсионного полиморфизма. Однако пространственные разрывы между пунктами, где были взяты группы выборок, на наш взгляд, слишком значительны, чтобы данное исследование могло считаться исчерпывающим. Предлагаемая статья, по замыслу автора, в значительной мере является продолжением упомянутого исследования.

Полученные нами материалы убеждают в наличии у *Anopheles messeae* ряда генетически единых группировок, характерные особенности которых сохраняются продолжительное время. Возникает необходимость выявить физиологические особенности каждой из группировок, в частности, сопоставить их границы с распространением резистентных к пестицидам популяций малярийного комара. Крайне важным представляется установление взаимосвязи между генетическими особенностями группировок и характерной для них картины динамики численности.

*Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г.* Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость.— Журн. общ. биологии, 1970, № 5, с. 507—526.

*Алтухов Ю. П.* Генетические процессы в популяциях.— М.: Наука, 1983.— 277 с.

*Беклемишев В. Н.* Определение численности популяции переносчика в очаге малярии в связи с оценкой успешности противоимагинальной борьбы.— В кн.: Сезонные явления в жизни малярийных комаров в Советском Союзе. М., 1957, с. 462—482.

*Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г.* Экология города и распространение инверсий Drosophila funebris.— Докл. АН СССР, 1947, **56**, с. 865—867.
*Захаров И. А., Сергиевский С. О.* Изучение генетического полиморфизма популяций двуточечной божьей коровки Adalia bipunctata Ленинградской области. Сообщение 1. Сезонная динамика полиморфизма.— Генетика, 1980, № 2, с. 270—275.
*Кабанова В. М., Карташова Н. Н., Стегний В. Н.* Кариологическое исследование природных популяций малярийного комара в Среднем Приобье. Сообщение 2. Инверсионный полиморфизм Anopheles maculipennis messeae (Diptera, Culicidae).— Цитология, 1972, **14**, с. 1027—1036.
*Кабанова В. М., Стегний В. Н., Лужкова А. Г.* Сезонная динамика инверсионного полиморфизма в природной популяции малярийного комара Anopheles messeae (Diptera, Culicidae).— Генетика, 1973, 9, № 10, с. 78—82.
*Красилов В. А.* Популяция, вид, дем и демогенез.— Журн. общ. биологии, 1976, **37**, с. 506—515.
*Стегний В. Н., Кабанова В. М., Новиков Ю. М., Плешкова Г. Н.* Инверсионный полиморфизм малярийного комара Anopheles messeae (Diptera, Culicidae). Сообщение 1. Распространение инверсий по ареалу вида.— Генетика, 1976, № 4, с. 47—55.
*Стегний В. Н., Новиков Ю. М., Плешкова Г. Н., Кабанова В. М.* Инверсионный полиморфизм малярийного комара Anopheles messeae. Сообщение 2. Межпопуляционная вариабильность инверсионных частот.— Там же, 1978, № 6, с. 1016—1023.
*Стегний В. Н.* Инверсионный полиморфизм малярийного комара Anopheles messeae. Сообщение 4. Стационарность частотного распределения инверсий по ареалу вида.— Там же, 1983, № 3, с. 466—471.
*Чубарева Л. А., Петрова Н. А.* Гомологические ряды хромосомного полиморфизма в природных популяциях мошек.— Цитология, 1968, **10**, № 10, с. 1248—1256.
*Шуваликов В. Б.* Особенности генетической структуры периферийных популяций малярийного комара Anopheles messeae.— Вестн. зоологии, 1982, № 5, с. 65—66.
*Шуваликов В. Б.* Динамика инверсионного полиморфизма в популяциях малярийного комара Anopheles messeae Нижнего Приднепровья.— Там же, 1983, № 5, с. 75—77.
*Яблоков А. В.* Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций — В кн.: Фенетика популяций. М. : Наука, 1982, с. 3—14.
*Atkinson W. D., Miller J. A.* Lack of habitat choice in natural populations of Drosophila subobscura.— Heredity, 1980, **44**, N 2, p. 193—199.
*Dobzhansky Th.* Genetics of natural populations. 9. Temporal changes in the composition of populations of Drosophila pseudoobscura.— Genetics, 1943, **28**, N 2, p. 162—186.
*Ferrari J. A., Taylor Ch. E.* Hierarchical patterns of chromosome variations in Drosophila subobscura.— Evolution, 1981, **35**, N 2, p. 391—394.
*Jonckers L. H. M.* The concept of population in biology.— Acta Biotheoretica, 1973, **22**, N 2, p. 78—108.
*Richmond R. C.* Microspatial genetic differentiation in natural populations of Drosophila.— In: Ecological genetics: the interface / Ed. Brussard P. F. New York, 1978, p. 127—142.
*Shaw D. D., Wilkinson F., Moran C.* A comparison of chromosomal and allozymal variation across narrow hybrid zone in the grasshopper Caledia captiva.— Chromosoma (Berl.), 1979, **75**, p. 333—351.
*Steiner W. M., Kitzmiller J. B., Osterbur D. I.* Gene differentiation in chromosome races of Anopheles nuneztovari (Gabaldon).— Mosquito Systematics, 1980, **12**, N 3, p. 306—319.
*Varvio-Aho S. L., Pamilo P.* Spatio-temporal microdifferentiation of water spider (Gerris) populations.— Genet. Res. Camb. 1981, **37**, p. 253—263.
*Wallace B.* The influence of genetic systems on geographical distribution.— Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1959, **24**, p. 193—197.
*Zouros E.* Genic differentiation associated with the early stages of speciations in the mulleri subgroup of Drosophila.— Evolution, 1973, **27**, p. 601—621.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 23.03.84